## N° 57. **Rüdiger Wehner** und **Reiner Schümperli.** — Das Aktionsspektrum der phototaktischen Spontantendenz bei *Drosophila melanogaster*. (Mit 3 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Zürich

Seit den klassischen Versuchen v.Frischs (1915) und Kühns (1927) sind Bienen noch immer die einzigen Insekten, für die ein Farbensehen zweifelsfrei nachgewiesen werden konnte; denn nur bei Bienen war es bisher mit Hilfe der Dressurmethode möglich, über die zentralnervösen Mechanismen, die der Wellenlängen-Unterscheidung zugrunde liegen, Aufschluss zu gewinnen (Daumer 1956, Menzel 1967). Zwar sind in den letzten Jahren auf elektrophysiologischem (Autrum & Zwehl 1964) und elektronenmikroskopischem Wege (Gribakin 1969) auch die spektralen Empfindlichkeiten einzelner Sehzellen des Bienenauges untersucht worden, ein Farbensehen lässt sich jedoch allein anhand dieser Spektralgänge von Rezeptorzellen noch nicht beweisen.

Daher wissen wir auch bis heute noch nicht, ob Dipteren Farben unterscheiden können, obwohl bei *Calliphora* die spektralen Eigenschaften der Sehzellen durch intrazelluläre Ableitungen (Autrum & Burkhardt 1960, 1961, Burkhardt 1962, Burkhardt & Hoffmann 1962) und mikrospektrophotometrische Messungen (Langer 1966, Langer & Thorell 1966) hinreichend bekannt sind. Nach diesen Arbeiten besitzt *Calliphora* in jedem Ommatidium zwei Rezeptortypen, die je ein Absorptionsmaximum im ultravioletten (360 nm) und in dem für uns sichtbaren Bereich des Spektrums aufweisen. Letzteres entspricht dem $\alpha$-Maximum des Rhodopsins und liegt entweder bei 470 nm (Rhabdomere Nr. 7 und 8) oder bei 515 nm (Rhabdomere Nr. 1-6), d.h. bei jenen Wellenlängen, bei denen auch die extrazellulären Summenpotentiale des ERGs ein Maximum besitzen (Autrum & Stumpf 1953, Walther & Dodt 1959, Autrum, Autrum & Hoffmann 1961, Hoffmann & Langer 1961). Ob freilich das Zentralnervensystem der Fliegen diese spektralen Eigenschaften der Sehzellen zur Farbunterscheidung auswertet, können nur elektrophysiologische Ableitungen von zentralen Ganglien (Bishop 1968) oder direkt Orientierungsexperimente erweisen. Mit Hilfe der zweiten Methode hat Kaiser (1968) versucht, bei *Phormia* optomotorische Drehreaktionen auf rotierende Streifenzylinder zu erhalten, die aus Spektrallicht-Streifen verschiedener Wellenlänge, aber gleicher Intensität bestehen. Wenn diese Versuche auch nur zu negativen Befunden führten, indem die Fliegen auf Wellenlängen-Unterschiede keine optomotorischen Kompensationsdrehungen zeigten, kann damit ein Farbensehen bei Fliegen noch nicht zwingend verneint werden; denn das schlüssigste Beweisverfahren bildet auch hier erst die Dressurmethode.

Da Orientierungstests mit Hilfe von Lernversuchen für Fliegen bisher noch nicht vorliegen, sind wir zur Zeit damit beschäftigt, für *Drosophila* ein Konditionierungsverfahren auf Spektrallichter zu entwickeln. Als Ausgangspunkt für solche Lernstudien benötigen wir jedoch zunächst ein Aktionsspektrum, das die Spek-

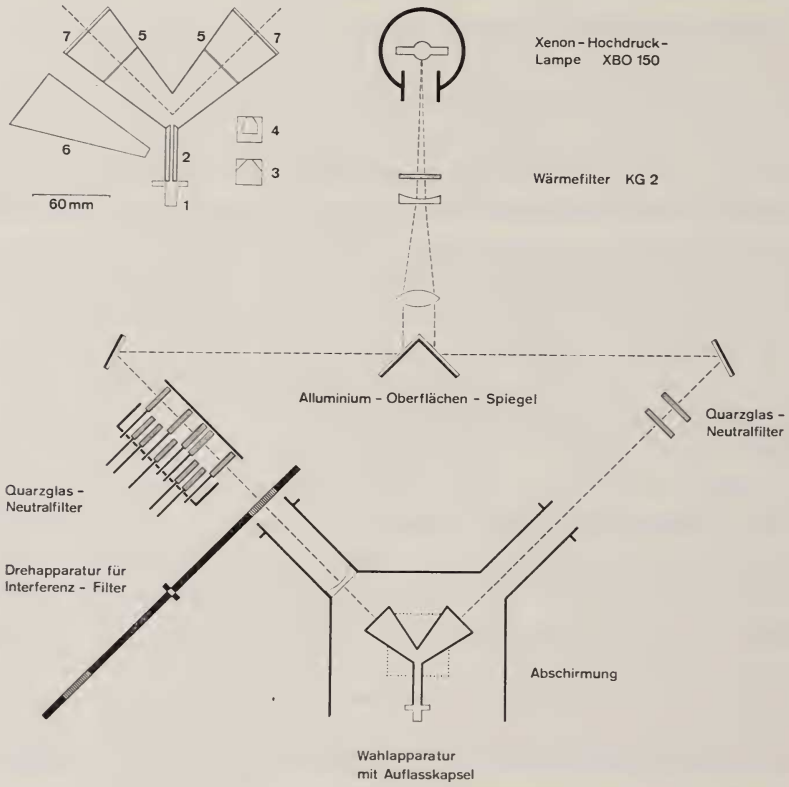


ABB. 1.

Wahlapparatur und Strahlengang.

Die Y-förmige Wahlapparatur ist in der Einschaltfigur links oben gesondert dargestellt. Am Entscheidungspunkt werden die Spektrallichter und das komparative Weisslicht als Leuchtflecke von 34.7° (horizontal) × 33.4° (vertikal) Grösse auf das Ommatidienraster projiziert. 83% der leuchtenden Fläche liegen im ventralen Augenbereich. *1* Auflasskapsel; *2* medianer Laufkanal; *3* Querschnitt durch den Laufkanal vor dem (*4* direkt am) Entscheidungspunkt; *5* Markierungslinie zum Stoppen der Laufzeiten; *6* Seitenwand der Wahlapparatur, in die Horizontalebene umgeklappt; *7* Leuchtfenster aus UV-durchlässigem Plexiglas (Nr. 208 von Röhm & Haas, Darmstadt).

Als Lichtquelle dient eine Xenon-Hochdrucklampe Osram XBO 150. Die Graufilter aus Quarzglas sowie die meisten Interferenzfilter (Ausnahme: 338 nm, UV-IL Schott, Mainz) stammen von Balzers, Liechtenstein (Filtraflex R-UV und B-40). Die Halbwertsbreiten der Interferenzfilter betragen für die einzelnen Wellenlängen 7 nm (338 nm), 10 nm (422, 435, 490, 514, 551 nm), 11 nm (589 nm), 12 nm (450 nm), 13 nm (382, 406 nm), 14 nm (617 nm), 19 nm (311 nm), 20 nm (367 nm). Die Energiemessungen wurden unabhängig voneinander mit 2 Thermosäulen (E5 und E21 von Kipp, Delft) über ein Galvanometer vorgenommen. Die Leuchtdichte des komparativen Weisslichts (rechter Strahlengang) beträgt 2.8 erg $sec^{-1}$ $cm^{-2}$.

tralabhängigkeit der phototaktischen Spontantendenz wiedergibt und damit bei Spektrallichtern verschiedener Wellenlänge jene Intensitäten zu bestimmen erlaubt, die gleiche Spontanpräferenzen auslösen. Dabei können wir uns nicht auf frühere Untersuchungen phototaktischer Reaktionen bei *Drosophila* stützen, da diese älteren Arbeiten, soweit sie unsere Fragestellung berühren, entweder in der physikalischen Reizgebung oder in der Reaktionsmessung methodisch unzulänglich und daher heute nur beschränkt oder überhaupt nicht brauchbar sind (Mc Even 1918, Lutz & Richtmyer 1922, Bertholf 1932, Brown & Hall 1936, Fingerman 1952, Fingerman & Brown 1952, 1953, Wolken, Mellon & Contis 1957).

In den hier mitgeteilten Versuchen wählen die Fliegen stets zwischen einer konstanten Weisslicht-Intensität und variierenden Intensitäten monochromatischer Lichter. Die Wahlapparatur (Abb. 1) ist dabei so konstruiert, dass die dunkeladaptierten Fliegen nach Passieren eines medianen Laufkanals den Entscheidungspunkt in Form eines 2 mm breiten Spaltes erreichen, wo sie — mit der Ventralseite nach oben gekehrt — die beiden simultan gebotenen Lichter als $1200°^2$ grosse Leuchtflecke auf das Ommatidienraster projiziert bekommen. Das von einer Xenon-Hochdrucklampe abgestrahlte Licht wird in einem geteilten Strahlengang durch Quarzglas-Neutralfilter in seiner Intensität und durch schmalbandige Interferenzfilter in seiner Wellenlängenzusammensetzung variiert. Die Intensitätsmessungen wurden unabhängig voneinander mit zwei Thermosäulen vorgenommen. Die Leuchtdichte des zum Vergleich gebotenen Weisslichts beträgt 2.8 erg $sec^{-1}$ $cm^{-2}$.

Mit dieser Versuchsanordnung lässt sich zunächst für jede einzelne Wellenlänge bestimmen, wie die Wahltendenz der Fliegen von der Energie des transmittierten Spektrallichts abhängt. Die auf diese Weise ermittelten spektralen Reaktions-Intensitäts-Kurven zeigen einen sigmoidalen Verlauf, sind in Abb. 2 allerdings in den meisten Fällen nur in ihren mittleren, annähernd linearen Teilstücken dargestellt. Als Ergebnis fällt erstens auf, dass im UV-Bereich (311-382 nm) um 2-3 Zehnerpotenzen geringere Energien nötig sind, um die gleichen Wahltendenzen wie in dem für uns sichtbaren Teil des Spektrums (406-617 nm) zu erhalten. Zweitens besitzen die Wirksamkeitskurven im UV-Bereich signifikant höhere Steigungen als bei grösseren Wellenlängen.

Bestimmt man nun diejenigen Intensitäten, bei denen die einzelnen Spektrallichter gleich häufig wie das komparative Weisslicht frequentiert werden, d.h. die Schnittpunkte der Reaktions-Intensitäts-Kurven mit der Wahltendenzlinie von $n(\lambda)/n = 0.5$, lässt sich aus den reziproken Werten dieser Spektrallichtenergien eine spektrale Empfindlichkeitskurve gewinnen. Diese Empfindlichkeitskurve liefert das gesuchte Aktionsspektrum; denn sie gibt für alle Wellenlängen die Stärke der phototaktischen Spontantendenz als reziproken Wert derjenigen Spektrallichtenergien an, die gegenüber einer konstanten Weisslicht-Intensität

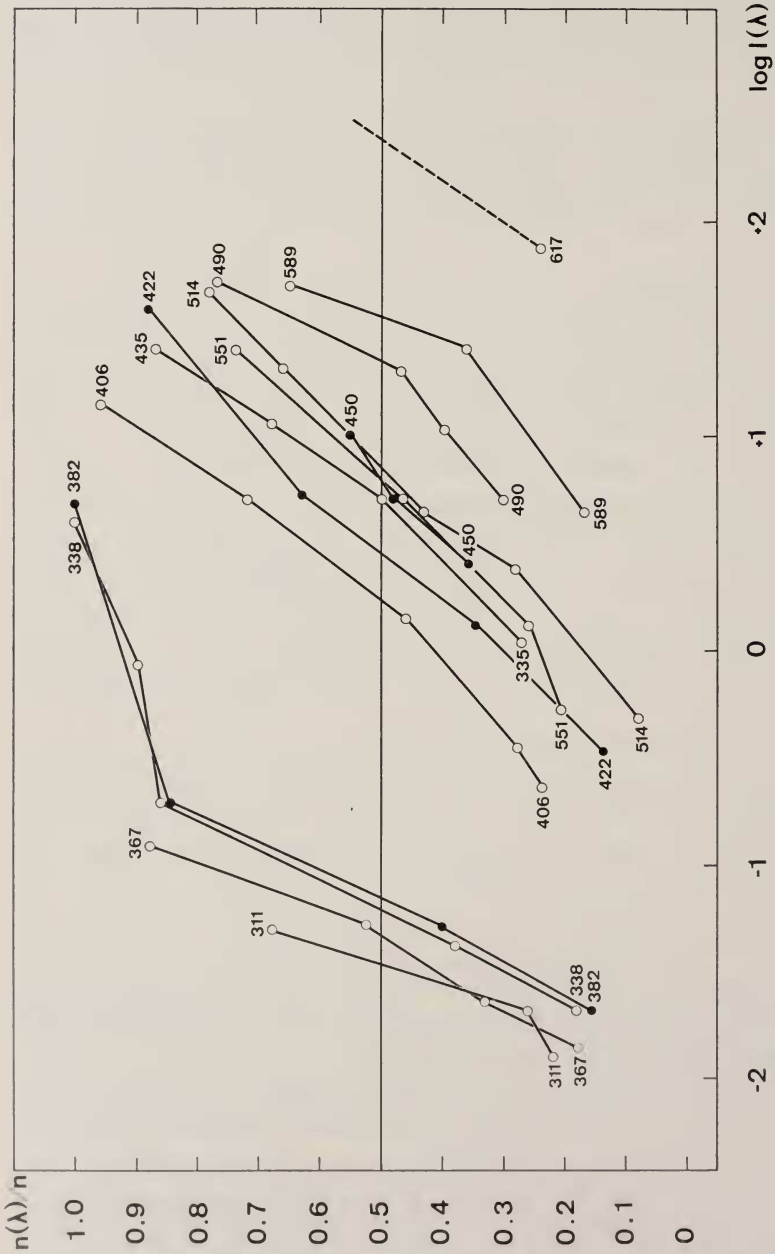


Abb. 2.

Reaktions-Intensitäts-Kurven. Abszisse: relative Energieeinheiten in logarithmischem Massstab; Ordinate: Wahltendenz der Fliegen für das Spektrallicht. Jeder Punkt beruht auf 50 oder 100 Entscheidungen einzeln getesteter Fliegen. Da zur vollständigen Bestimmung der Kurve für $\lambda = 617$ nm keine höheren Intensitäten zur Verfügung standen, musste die Wirksamkeitskurve mit Hilfe der mittleren Steigung der Schnittpunktsgeraden für $\lambda = 406$-589 nm simuliert werden.

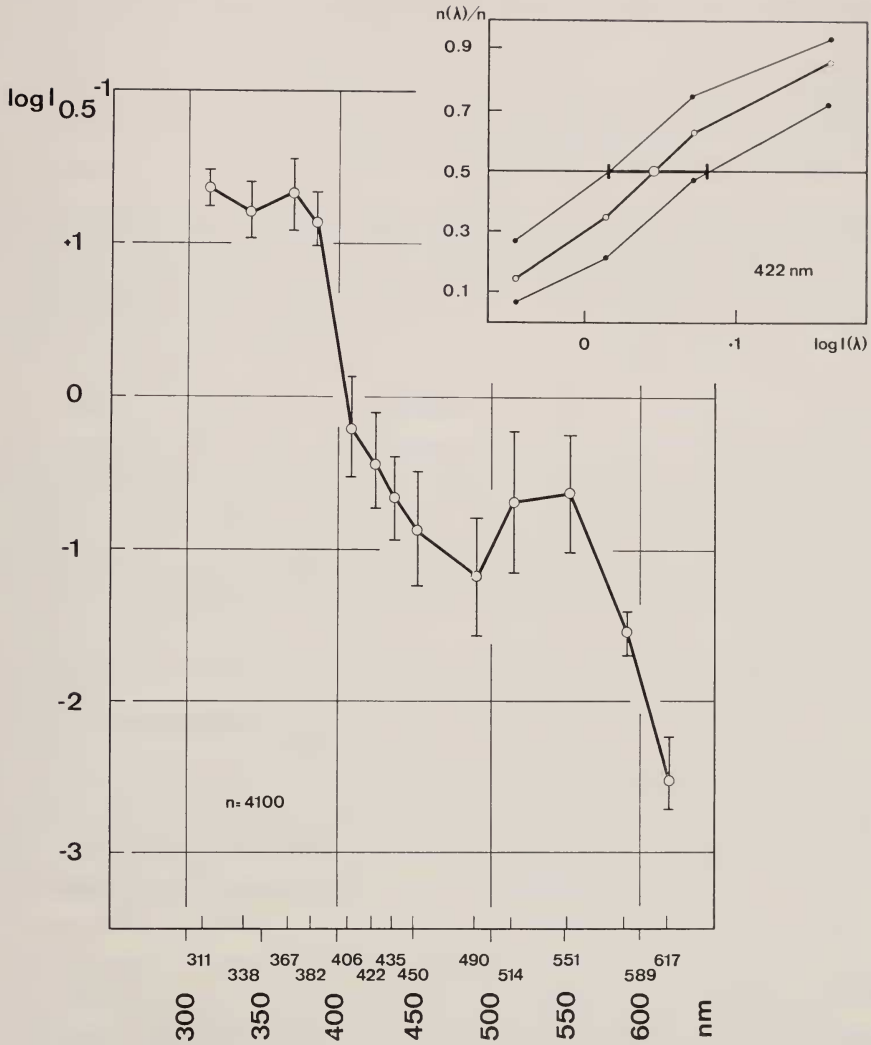


Abb. 3.

Spektrale Empfindlichkeit der phototaktischen Spontantendenz (Aktionsspektrum). Die Empfindlichkeitskurve gibt für jede Wellenlänge den reziproken Wert derjenigen Spektrallichtenergie an, die gegenüber einer konstanten Weisslichtintensität eine Wahltendenz von $n(\lambda)/n = 0.5$ erreicht und anhand der Reaktions-Intensitäts-Kurven ermittelt werden kann. Die Berechnung der Streuungsbereiche erfogt nach dem Schema der Einschaltfigur (R-I-Kurve für $\lambda = 422$ nm mit den confidence limits für $p = 0.95$ und $n = 50$). Wählt man als Intensitätsmass relative Quantenzahlen anstelle der relativen Energieeinheiten, wird die Empfindlichkeitskurve dadurch um maximal 0.2 Ordinateneinheiten verzerrt. Einige der zur Berechnung des Aktionsspektrums verwendeten R-I-Kurven wurden bei einer gegenüber den Kurven der Abb. 2 leicht veränderten Weisslicht-Intensität aufgestellt und anschliessend gesamthaft um den entsprechenden Energiebetrag ($\triangle \log I = 0.2$) längs der Energieskala verschoben.

gleiche Anlauffrequenzen erzielen (Abb. 3). Die Streuungsbereiche der Empfindlichkeitskurve lassen sich nach dem Schema der Einschaltfigur von Abb. 3 angeben, indem man bei jeder Reaktions-Intensitäts-Kurve die Schnittpunkte der confidence limits für $p = 0.95$ mit der Wahltendenzlinie von $n(\lambda)/n = 0.5$ bestimmt und den reziproken Wert des auf diese Weise abgetrennten Energieintervalls in die Empfindlichkeitskurve überträgt.

Das Aktionsspektrum, das hier für 2 d alte ♀♀ dargestellt ist, enthält zwei Maxima: einen breiten UV (311-382 nm)- und einen um den Faktor $10^2$ tiefer liegenden Grün (514-551 nm)-Gipfel. Im Gelb- und Rotbereich fällt die Kurve steil ab, doch wurden grössere Wellenlängen als 617 nm bisher noch nicht geprüft. Da elektrophysiologisch ermittelte Empfindlichkeitskurven für *Drosophila* bisher noch nicht vorliegen — aus methodischen Gründen lassen sich die ERG-Messungen von Mazokhin-Porshnyakov & Vishnevskaya (1966) hier nicht zum Vergleich heranziehen—, müssen wir uns kurz den entsprechenden rezeptorphysiologischen Untersuchungen bei *Calliphora* zuwenden: Wie schon anfangs erwähnt, lassen sich nach intrazellulären und spektrophotometrischen Messungen mindestens zwei Rezeptortypen isolieren, die neben dem UV-Gipfel (360 nm) entweder im Blau (470 nm)- oder im Blaugrün (515 nm)- Bereich ihr zweites Maximum besitzen. Demgegenüber erscheint das entsprechende Maximum des Aktionsspektrums bei *Drosophila* etwas stärker in den längerwelligen Bereich verschoben. Nach Medioni (1961) liegt sogar das Maximum der negativen Phototaxis bei 490 nm. An der gleichen Stelle finden Autrum & Stumpf (1953; *Calliphora*) bei heterochromatischen Flimmerexperimenten nach ERG-Ableitungen das Minimum der Wellenlängen-Unterscheidung. Vor allem fällt aber bei *Drosophila* die hohe Empfindlichkeit der phototaktischen Spontantendenz für UV auf, die in den für *Calliphora* bestimmten Empfindlichkeitskurven der Rezeptoren — auch nach extrazellulären Ableitungen (Walther & Dodt 1959) — keine Parallele findet. Lediglich im helladaptierten Zustand nimmt das UV-Maximum gegenüber dem Blaugrün-Gipfel relativ an Höhe zu (Langer 1967), jedoch bei weitem nicht in dem für das Aktionsspektrum gefundenen Ausmass. Damit ist gezeigt, dass die Spektralempfindlichkeit der Rezeptoren das Aktionsspektrum, d.h. die Spektralabhängigkeit der phototaktischen Spontantendenz, nicht unmittelbar determiniert, sondern hier zentralnervöse Prozesse selektiv eingreifen. Mit Hilfe von Konditionierungsexperimenten sollen nun diese zentralnervösen Vorgänge und damit der Mechanismus des Farbensehens bei *Drosophila* näher analysiert werden.

## Zusammenfassung

1. Die Spektralabhängigkeit der phototaktischen Spontantendenz (Aktionsspektrum) wird für 2 d alte *Drosophila melanogaster* ♀♀ (Wildtyp, Stamm Sevelen) bestimmt, indem die Fliegen in einer Zweifach-Wahlapparatur zwi-

schen einer konstanten Weisslicht-Intensität (2.8 erg $sec^{-1}$ $cm^{-2}$) und variierenden Intensitäten monochromatischer Spektrallichter zu entscheiden haben (Abb. 1).

2. Anhand der sigmoidalen Reaktions-Intensitäts-Kurven (Abb. 2) werden die Spektrallicht-Energien für Gleichverteilung der Fliegen zwischen Spektrallicht und komparativem Weisslicht für 13 Wellenlängen (311-617 nm) bestimmt.

3. Die mit Hilfe der Reaktions-Intensiäts-Kurven ermittelte spektrale Empfindlichkeitskurve der phototaktischen Spontantendenz (Abb. 3) zeigt ein breites Ultraviolett-Maximum (311-382 nm) und ein um den Faktor $10^2$ tiefer liegendes Grün-Maximum (514-551 nm).

## Summary

1. In an Y-maze 2 d old *Drosophila melanogaster* flies (♀, wild type, stock Sevelen) have to decide between a constant intensity of white light (2.8 erg $sec^{-1}$ $cm^{-2}$) and varying intensities of monochromatic lights ranging from 311 to 617 nm (Fig. 1). By this it is examined, how the spontaneously shown phototactic reactions of the flies depend on the wavelengths of the coloured lights.

2. By means of the response-intensity-curves (Fig. 2) those intensities of monochromatic lights are determined, which are equally frequented as the white light presented for competition.

3. The spectral sensitivity curve of the spontaneous phototactic preference (Fig. 3) shows a broad maximum in the ultraviolet (311-382 nm) and a further one in the green region of the spectrum (514-551 nm). On ultraviolet the flies react $10^2$ to $10^3$ times more sensitively than on other wavelengths.

## Résumé

1. On mesure pour *Drosophila melanogaster* ♀ (âge: deux jours, souche Sevelen, type sauvage) la dépendance spectrale de la tendance phototactique spontanée. Les mouches sont placées dans un tube en Y, où elles ont à choisir entre une lumière blanche d'intensité constante (2.8 erg $sec^{-1}$ $cm^{-2}$) et des intensités variables de lumière monochromatique spectrale (fig. 1).

2. A l'aide des courbes de réaction-intensité (fig. 2) on détermine les énergies de lumière spectrale de 13 longueurs d'onde (311-617 nm) qui provoque une répartition égale des mouches entre la lumière spectrale et la lumière blanche de référence.

3. La courbe de sensibilité spectrale de la tendance spontanée phototactique (fig. 3) qu'on a ainsi déterminée a un large maximum dans l'ultraviolet (311-382 nm) et un autre dans le vert (514-551 nm). Les mouches sont environ $10^2$ à $10^3$ fois plus sensibles à l'ultraviolet qu'aux autres longueurs d'onde.

## LITERATUR


AUTRUM, H. J., I. AUTRUM u. C. HOFFMANN. 1961. *Komponenten im Retinogramm von Calliphora und ihre Abhängigkeit von der Spektralfarbe.* Biol. Zbl. 80: 513-547.

— u. D. BURKHARDT. 1960. *Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen.* Naturwiss. 47: 527.

— a. D. BURKHARDT. 1961. *Spectral sensitivity of single visual cells.* Nature (Lond.) 190: 639.

— u. H. STUMPF. 1953. *Elektrophysiologische Untersuchungen über das Farbensehen von Calliphora.* Z. vergl. Physiol. 35: 71-104.

— u. V. v. ZWEHL. 1964. *Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges.* Z. vergl. Physiol. 48: 357-384.

BERTHOLF, L. M. 1932. *The extent of the spectrum for Drosophila and the distribution of stimulative efficiency in it.* Z. vergl. Physiol. 18: 32-64.

BISHOP, L. G. 1968. *Spectral response of single neurones recorded in the optic lobes of the housefly and browfly.* Nature (Lond.) 219: 1372-1373.

BROWN, F. A., a. B. V. HALL. 1936. *The directive influence of light upon Drosophila melanogaster and some of its eye mutants.* J. exp. Zool. 74: 205-220.

BURKHARDT, D. 1962. *Spectral sensitivity and other response characteristics of single visual cells.* Symp. Soc. exp. Biol. 16: 86-109.

— u. C. HOFFMANN. 1962. *Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit des Insektenauges.* Zool. Anz. Suppl. 25: 181-185.

DAUMER, K. 1956. *Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen.* Z. vergl. Physiol. 38: 413-478.

FINGERMAN, M. 1952. *The role of the eye-pigments of Drosophila melanogaster in photic orientation.* J. exp. Zool. 120: 131-164.

— a. F. A. BROWN. 1952. *A " Purkinje-Shift " in insect vision.* Science 116: 171-172.

— a. F. A. BROWN. 1953. *Colour discrimination and physiological duplicity of Drosophila vision.* Physiol. Zool. 26: 59-67.

FRISCH, K.v. 1915. *Der Farbensinn und Formensinn der Bienen.* Zool. Jb. Abt. allg. Zool. Physiol. 35: 1-182.

GRIBAKIN, F. G. 1969. *Cellular basis of colour vision in the honey bee.* Nature (Lond.) 223: 639-641.

HOFFMANN, C. u. H. LANGER. 1961. *Die spektrale Augenempfindlichkeit der Mutante „chalky" von Calliphora erythrocephala.* Naturwiss. 48: 605.

KAISER, W. 1968. *Zur Frage des Unterscheidungsvermögens für Spektralfarben: Eine Untersuchung der Optomotorik der königlichen Glanzfliege Phormia regina.* Z. vergl. Physiol. 61: 71-102.

KÜHN, A. 1927. *Über den Farbensinn der Bienen.* Z. vergl. Physiol. 5: 762-800.

LANGER, H. 1966. *Spektrometrische Untersuchungen der Absorptionseigenschaften einzelner Rhabdomere im Facettenauge.* Zool. Anz. Suppl. 29: 329-338.

— 1967. *Die Grundlagen der Wahrnehmung von Wellenlänge und Schwingungsebene des Lichtes.* Zool. Anz. Suppl. 30: 195-233.

— a. B. THORELL. 1966. *Microspectrophotometric assay of visual pigments in single rhabdomeres of the insect eye.* Wenner-Gren Center Int. Symp. Ser. 7: 145-149.

LUTZ, F. E., a. F. K. RICHTMYER. 1922. *The reaction of Drosophila to ultraviolet.* Science 55: 519.

MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G. A., a. T. M. VISHNEVSKAYA. 1966. *Red light receptor of flies and colour vision of Drosophila melanogaster.* Biofizika 11: 1184-1192.

MC EVEN, R. S. 1918. *The reactions to light and gravity in Drosophila and its mutants.* J. exp. Zool. 25: 49-106.

MEDIONI, J. 1961. *Contribution à l'étude psychophysiologique et génétique du phototropisme d'un insecte : Drosophila melanogaster.* Thesis, Univ. Strasbourg.

MENZEL, R. 1967. *Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (Apis mellifica).* Z. vergl. Physiol. 56: 22-62.

WALTHER, J. B. u. E. DODT. 1959. *Die Spektralsensitivität von Insekten-Komplexaugen im Ultraviolett bis 290 nm. Elektrophysiologische Untersuchungen an Calliphora und Periplaneta.* Z. Naturforsch. 14b: 273-278.

WOLKEN, J. J., A. D. MELLON, a. G. CONTIS. 1957. *Photoreceptor structures. II. Drosophila melanogaster.* J. exp. Zool. 134: 383-410.

---

## N° 58. **V. Ziswiler,** Zürich. — Adaptive Radiation innerhalb der Prachtfinkengattung *Erythrura* Swainson. — Hern Prof. Dr. Erwin Stresemann zum 80. Geburtstag. (Mit 3 Textabbildungen)

Innerhalb der aethiopisch-orientalisch-nothogäischen Vogelfamilie der Prachtfinken *Estrildidae* nimmt die Gattung *Erythrura* Swainson mit 10 Arten und 25 Subspezies (MAYR 1968) insofern eine Sonderstellung ein, als sie eine ausgedehnte, vorwiegend insuläre Verbreitung in einem riesigen Gebiet aufweist, das von Malakka und Sumatra bis zu den Philippinen, nach Mikronesien und den Samoa-Inseln reicht. Trotz der starken Artaufsplitterung sehen sich die Angehörigen der Gattung relativ ähnlich. Allen gemeinsam ist das grünliche bis blaue Körpergefieder, der rote Schwanz (mit Ausnahme einer Art), die Fünfpunkt-Rachenzeichnung der Jungen und die intensiv blau gefärbten Leuchtpapillen in den Mundwinkeln der Nestlinge. Alle Angehörigen der Gattung verfügen ferner über die weithin hörbaren zi-zi-Kontaktrufe. In ihrem Aussehen unterscheiden sich die einzelnen Rassen und Arten in erster Linie an den verschieden gefärbten Kopf-